

海生軟体動物化石の時空分布と系統
—日本の中新世を中心に—

糸魚川 淳二*

Temporo-spatial Distribution of Marine Molluscan Fossils
and Their Bioserial Changes in Cenozoic Japan

Junji Itoigawa*

(Abstract)

Marine molluscan fossils of Cenozoic Japan are studied from the viewpoints of paleobiogeography and phylogeny.

Followings are clarified.

1. Temporo-spatial distribution of marine molluscan faunas from Paleogene to the present around the Japanese Islands is synthesized as shown in Fig. 1.
2. Tropical faunas decreased their scales of temporo-spatial distribution with the times (Fig. 2).
3. The lower sublittoral to bathyal faunas in Cenozoic Japan have wide geochronological and geographical distributions.
4. Bioserial changes of molluscs are divided into five types. They are represented by extinct genera, extinct species, long-living species, and species with bioserial changes among different areas and in limited area.
5. Extinctions of molluscan species are remarkable between Paleogene and Miocene, and between Miocene and Pliocene.
6. Some of tropical and boreal species are long-ranged and they belong to the long-living species or to the species with bioserial changes in different areas.
7. Some of species living in the lower sublittoral to bathyal zone are chronologically long-ranged species.
8. Species with bioserial changes are common in the Japonic type species.
9. Seas around the Japanese Islands and their environs have changeable environments influenced by tropical and boreal currents. Bioserial changes seem to be takes places in these changeable environments.
10. Speciations might be due to geographical or ecological isolations caused by environmental changes.

* 名古屋大学理学部地球科学教室 Department of Earth Sciences, School of Science, Nagoya University, Nagoya

1990年7月4日受理

ま え が き

日本の新生代の軟体動物化石は100年以上の研究の歴史をもち、その間、記載に初まって生層序、古生態、古環境復元、古生物地理、系統発生など各分野の、多種多様な研究によって、そのアウトラインが明らかにされている。

とくに、海生底生性の軟体動物化石の時間的・空間的分布については近年、いくつかのまとめが行われ、議論されている (Chinzei, 1986; Tsuchi, 1986; Itoigawa, 1986; 小笠原, 1988 など)。

これらの中には、各タクサの系統関係にふれたものもあるが、系統発生についてはいまだに不明な点が多い。

本稿では海生底生性軟体動物について、時空分布と系統について、これまでの成果を基礎として筆者の考えをまとめ、この分野における、将来の研究の見通しについてのべてみたい。

基本的な事項

1. 環境要因

海生底生性軟体動物のすみ場所に関係のある環境要因として3つのグレードを考える (Itoigawa, 1986). すなわち、より一般的な、より広域に及ぶ要因の方から、I. 海流系(暖流系-寒流系), II. 水塊(外洋水-沿岸水), III. 底質・深度・塩分濃度などで、IからIIIへ、レベルが順に低くなる、とする。

2. 環境要因に基づく分布の区分

a. すみ場所に関して (IIIのグレードの環境要因による区分). 主に深度区分.

潮間帯-汽水-砂泥底

最上部浅海带 (0~10-20m)-砂 (シルト)

上部浅海带 (20~40-50m)-シルト (泥, [砂])

下部浅海带 (50~140-200m) 泥 (シルト, [砂]) 以上大陸棚

深海帯はここでは除外してある。礫底・岩礁底も当然存在するが、考慮の外におく。潮間帯、最上部浅海带における底質・塩分濃度にも変化があり、必ずしも深度と対応しないが、卓越するケースを示した。



第1図 軟体動物の地理的分布の区分 (主に堀越, 1962, 1969のデータによる)

b. 海流系に基づく地理的分布の区分 (堀越, 1962, 1969による)

熱帯系 <31°N> 亜熱帯系 <34-36°N> 温帯系 (暖) <36-38°N> 温帯系 (冷) <42-46°N>
 亜寒帯……寒帯 (第1図)

この区分は現生軟体動物による区分で, 他の動物 (たとえば硬骨魚類, 甲殻類など) による海洋動物地理区区分, 植生による陸上の気候帯区分と異なり, ずれが生じている。また, 主に, 外洋に面した地域 (特に太平洋側) を基準としているので, 内海, 内湾についてはずれがある (実際は緯度に比べて, より北より一冷たい側一の水温条件下にある)。

3. 群集 (assemblage) とファウナ (fauna)

本稿では軟体動物化石の種の集合に対して次のように定義して用いる。

群集: ある限られた時空分布をもつ, 種の集合体。前述のⅢのグレードの環境要因 (底質・深度・塩分濃度など) によって主に支配され, その環境を共有したもの。具体的には, 層 (member) のレベルでのことが多く, それ以下 (1つの層の中にいくつかの群集が含まれる), それ以上, すなわちいくつかの層, または累層 (formation) 中に1つの群集が含まれる場合もある。優占する種の属名 (1~複数) により, 群集名とする。

1つの露頭中に認められる集合は露頭群集 (outcrop assemblage) で, これがまとめられて群集となる。

ファウナ (fauna): 群集より大きい時空分布をもち, 複数の群集を包含する。ある古生物地理区を占め, 時代的にもレンジが長い。海流系に支配されることが多い。代表的な地域の地名・地層名に基づいて命名される。

これらの区別は必ずしも厳密に行われていない。それは, “種の集合” をどのように認識し, 区別するかの問題があるからである。

具体的な例として, 瑞浪層群の場合をあげると, 各層はそれぞれ, いくつかの群集をもつ (糸魚川ほか, 1981)。例えば月吉層は *Batillaria-Vicarya*, *Cyclina-Vicarya*, *Nipponomarcia-Saxolucina* の3つの海生底生軟体動物の群集をもつ。その他の, 上下の層 (明世累層の大部分) 中に含まれる他の群集とあわせて, 明世ファウナ (Itoigawa, 1988) を構成する。

明世累層最上位の宿洞相は *Cavilucina-Glycymeris* 群集など, 多くの群集をもつが, これは黒瀬谷ファウナに属する。熱帯系種を多く含み, 中新世中期の, 中部以西に普遍的に分布するファウナである。

4. 年代区分及び対比

浮遊性微化石 (有孔虫, 珪藻, ナンノ化石など), 古地磁気, 絶対年代 (K-Ar年代など), フィッシュントラック年代などに基づく最近のまとめ, たとえば IGCP142の成果 (Ikebe and Tsuchi (ed.), 1984), IGCP246の結果 (千地・IGCP246 国内ワーキンググループ, 1989) などを基本的な枠組みとして使用し, 各層をこれにあてはめて対比した。資料のない場合は各種のデータを総合して, もっとも妥当と考えられる位置においた。古第三系については多くの問題が残されている。

5. その他

古地理については, 千地・IGCP246 国内ワーキンググループ (1989) に示されるような, 中

これは潮間帯～上部浅海帯（深度で示すと0～50m）の群集を対象としたもので、下部浅海帯～漸深海帯の群集については後で述べる。

この区分の基準としたものは現生の軟体動物ファウナの分布である。第四紀のファウナは海面上昇期（間氷期）のものであり、海面降下期のもは海底にあって、資料がほとんどなく、対象としていない。

古第三紀、北方系のファウナについては、筆者の知識が乏しく、これまでの他の研究の成果にもとづくものである。

この図のうち、現生～中新世中期については、Itoigawa (1986) にまとめられた図の一部を改訂したものである。中新世中期～中新世前期の後期については、Itoigawa (1988) に議論があり、明世ファウナが独立したファウナとして扱われている。

北西九州の相浦層群・佐世保層群中には軟体動物化石が含まれている。これらは、漸新世後期の芦屋ファウナと、前述の明世ファウナの中間的（漸移的）な種構成をもっている。下位の相浦層群の群集と上位の佐世保層群の群集（松井ほか、1989）には構成に差があり、相浦層群のそれの方がより多く芦屋ファウナの構成種を含む。全体に化石の産出が少なく、全容を把握するに至っていないので、一括して、相浦-佐世保ファウナとした。

最近、この地域の地層について年代が示されている。（Sakai et al., 1990）. これによれば、相浦層群は漸新世後期、佐世保層群は漸新世後期～中新世最前期と位置づけられている。芦屋層群相当層の杵島層群との関係などから、この年代には多少無理があるが、参考にして、相浦-佐世保ファウナを中新世最前期～前期におくこととした。

漸新世後期では亜熱帯系の芦屋ファウナと亜寒帯系の浅貝・幌内・マチガルのファウナが対照的に分布する。なお、浅貝・幌内などのファウナは後述する浅海帯下部以深のファウナが重要なものであるが、ここでのものは砂質層の群集を対象としている。

始新世～漸新世初期のファウナは Mizuno (1964 a, b) にまとめられている。時代的な枠組みがはっきりしない点で問題があるが、次項で述べるように、北九州～石狩～サハリンの広い地域に熱帯層が分布するので、これを手掛りとして、熱帯系群集の存在を推定した。

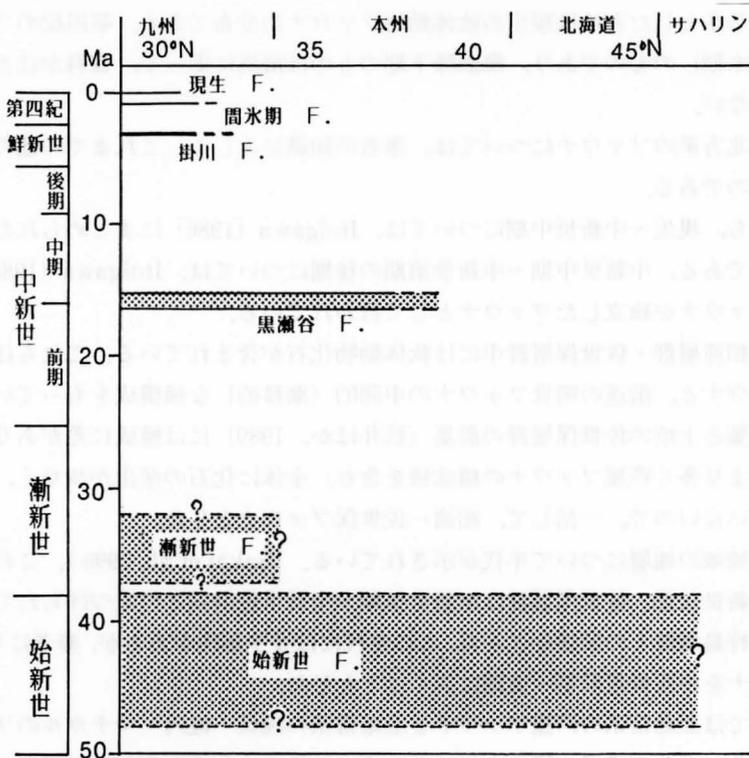
近接する地域について述べると、朝鮮半島では、中新世中期および鮮新世～更新世のファウナが認められるが、前者では黒瀬谷ファウナ（熱帯系）相当の群集に熱帯系種および日本型の種が欠けていて（糸魚川、1987）、門ノ沢ファウナに相当する。後者は済州島に大桑-万願寺ファウナ相当の群集がみられる。

南方に位置する台湾では、熱帯系のファウナが主要なものであり、時代的に連続して分布していると思われる。時代による消長が当然存在すると思われるが、低緯度地域では差が明瞭に表れないこと、資料が不足していることによって、明らかでない。同様なことは、北方の高緯度地域（サハリン・カムチャツカなど）において、寒帯系ファウナについてもいえることである。

2. 南方系（熱帯系）ファウナの消長とそのパターン

第2図をみると、中緯度地域にあり、長い南北の拡がりをもつ日本列島周辺では、南方系（熱帯系）と北方系（寒帯系）のファウナが対立していて、基本的なパターンとして、相互の消長をくり返しているといえる。特に、熱帯系のファウナに、明らかな消長が認められる。その状

態を、時間軸を正確にとって表したのが第3図である。この図の中でも、古第三紀のファウナの時代的位置づけは十分でないが、やむをえない。



第3図 熱帯系軟体動物ファウナの変遷

このような、ある時代に卓越して見られる熱帯系のファウナの分布型はスパイク（くさび）型をしていて、トロピカル スパイク（熱帯的スパイク）と呼ぶ（Itoigawa, 1989）。各々のスパイクについて説明する。

始新世～漸新世初期の地層からは熱帯系の二枚貝類として次の属が見られる。

Isognomon (九州), *Geloina* (北海道), *Villorita* (北海道), *Batissa* (北海道・サハリン), *Cyrenobatissa* (台湾, 九州, 北海道), *Vepricardium* (九州)

これらの時空分布はかなりあいまいな面があり、また、これらの属のみで熱帯系ファウナとってよいかという問題がある。実際はもっと小さなスパイクの集合になるのではないかと考えられるが、現在の精度では、一応始新世～漸新世に、このようなひろがり、熱帯系群集が存在していたとしかいえない。

中新世中期の黒瀬谷ファウナは熱帯系であり、第4図に示されるような代表的な熱帯系属を含む。化石の分布と現在の分布とを比較すると、マングローブ沼要素を含めて熱帯的要素が、備北層群、黒瀬谷累層などに典型的にみられる。

次は掛川ファウナであるが、これがどの程度の熱帯系要素を含むかを判断することはなかなかむづかしい。現在、同系統の種類が南方に生息する、*Amussiopecten praesignis*, *Venericardia panda*, *Turritella perterebra*, *Balylonia elata*などの産出により特徴づけられて、現在より、熱帯系種がやや卓越していたと推定される。

属名 (化石の種名)	現生					化石						
	東南 アジア	台湾	沖縄	奄美	九州	種子 島	備北	八尾	能登	新潟	瑞浪	関
● <i>Perna</i> (<i>oyamai</i>)							x					
● <i>Batissa</i> (<i>bihokuensis</i>)							x					
<i>Apolymetis</i> (sp.)							x	x				
<i>Globularia</i> (<i>nakamurai</i>)	→						x	x				
● <i>Rhizophorimurex</i> (<i>c. nagiensis</i>)							x					
<i>Rimella</i> (<i>osawanoensis</i>)								x				
<i>Volema</i> (<i>osawanoensis</i>)								x				
<i>Placuna</i> (sp.)								x				
<i>Maoricardium</i> (<i>mizunamiensis</i>)	→											x
<i>Vepricardium</i> (sp.)							x					
● <i>Telescopium</i> (<i>schencki</i> , sp.)						x	x	x				
<i>Phylloda</i> (aff. <i>foliacea</i>)	→							x				
" <i>Transtrafer</i> " (sp.)												x
● <i>Geloina</i> (<i>stachi</i> , <i>yamanei</i> , sp.)							x	x	x	x	x	x
<i>Rissolina</i> (<i>naomiaie</i>)									x			x
● <i>Terebralia</i> (<i>iloigawai</i> , <i>kakiensis</i> , sp.)	→					x	x	x				x
<i>Lyncina</i> (sp.)												x
<i>Labiostrombus</i> (sp.)								x				
<i>Cypracassis</i> (sp.)												x
● <i>Isognomon</i> (<i>s. s.</i>) (<i>minoensis</i>)	→											x
<i>Katelesia</i> (sp.)												x
<i>Pionoconus</i> (sp.)								x				
属の数 (マングローブ要素の属の数)						2	9	11	2	1	8	2
						(2)	(6)	(3)	(1)	(1)	(3)	(1)

第4図 熱帯系属の中中新世中期の地層における分布。中欄の矢印は現在の分布の限界。左欄の黒丸の属はマングローブ沼要素（糸魚川・津田，1986）

間氷期ファウナには分布を南へ移したいいくつかの種類が認められる。*Tegillarca granosa* (ハイガイ), *Trisidos kiyonoi* (ビョウブガイ), *Dendostrea paulucciae* (カモノアシガキ), *Crassostrea pestigris* (ネコノアシガキ), *Protapes* ヨシズガイ属などである。前三者は有明海など九州地方を中心に分布し、後二者は東南アジアに同種あるいは近似種が分布している。

これらスパイクの分布・形を見ると、次のことが結論される。すなわち、トロピカル スパイクは時代と共に、時空分布が小さくなる。時間的にみれば、 $10^6 \times \alpha$ (始新世-漸新世), 10^6 (中新世中期), 10^5 (鮮新世~更新世初期), 10^4 (更新世) と、1桁づつ規模が小さくなっている。空間的にも縮小の傾向はよく理解できる。

熱帯系群集の場合と同様に、寒帯系群集にも、このようなスパイクが認められてもよいはずである(ボリアル スパイク)。両者の消長は相反していて、ジグザグのパターンを示すものと

思われる。一つの例は瑞浪層群の中・下部境界に見られる *Felaniella* (ウソシジミ) 層である。この種は現生種で銚子以北にすみ、第2図の現生の場合に従えば冷温帯性の種である。この層準(約17 Ma)の上下には亜熱帯系の群集が見られ、この種類は異質であり、層準的に短く、かつ広い範囲の分布をもつことは、これまで述べてきたスパイクを推定させる。

3. 浅海帯下部～漸深海帯の群集

これまで述べてきた群集と異なり、より深い海(50m以深)で堆積した泥質層に主に含まれるものである。一般に個体数が少なく、単純な種構成もち、自生産状を示すことが多い。時間的・空間的に異なる分布をもつ群集がよく似た種で構成されることがあり、また、1つの群集が広い時空分布をもつこともある。

第1表は各地の漸新世～更新世前期の泥質層中に含まれる群集を示したもので、属レベルでの共通点をもち、これらがこの節での議論の対象となる。

第1表 泥質層中の群集(漸新世～更新世前期)

ポロナイ	<i>Yoldia-Periploma</i>	Honda (1986)
瀬戸内中新統	<i>Malletia-Nuculana</i>	Itoigawa・Shibata (1986)
	<i>Acilana</i>	
	<i>Propeamussium-Periploma</i>	
備北	<i>Palliolium-Fissidentalium</i>	糸魚川・西川 (1976)
	<i>Limopsis-Fissidentalium</i>	上田 (1986)
八尾	<i>Acharax-Propeamussium</i>	Tsuda (1960)
七曲	<i>Crenulilimopsis</i>	斉藤 (1988)
	<i>Solamen-Limatula</i>	
内浦	<i>Limatula-Propeamussium</i>	中川・竹山 (1985)
耶麻	<i>Yoldia-Serripes</i>	小笠原ら (1986)
掛川	<i>Limopsis</i>	鎮西 (1980)

第1表にあるような代表的な属について、各種の時代的分布を示したのが第5図である。第5図に見られる属の他に、*Nucula*, *Acila*, *Nuculana*, *Yoldia*, *Limatula*, *Calyptogena*, *Serripes*, "*Periploma*", *Cuspidaria*などの属もこれに属するが、これを含めても、浅海帯上部以浅と比べて属数は少なく、各属に含まれる種の数も少ない、保存も悪く、同定に問題のある場合もある。

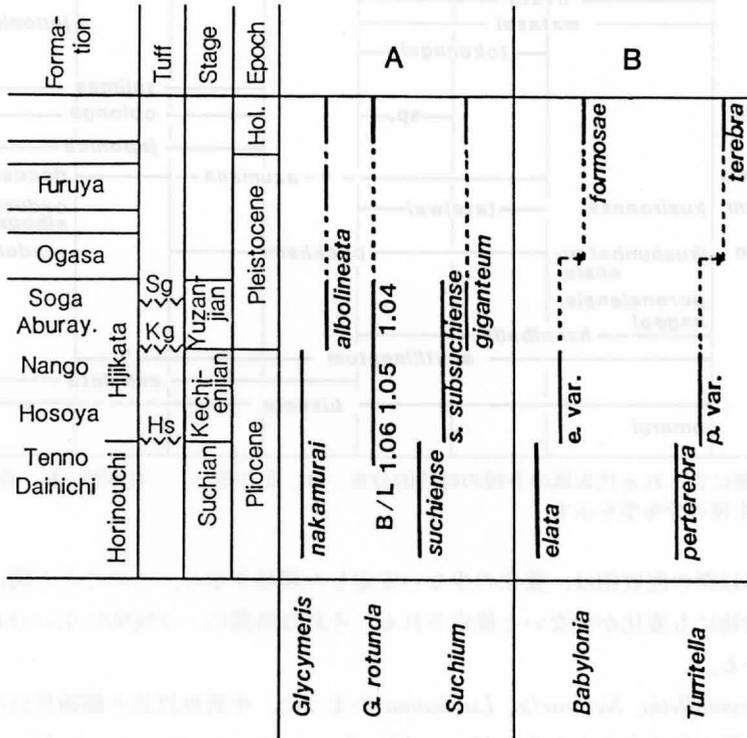
第5図にあげられている属について、種のレベルで見ると、次の6つのタイプの分布型が認められる。

- | | |
|-------------|-------------|
| 1) 古第三紀 | 4) 中新世 |
| 2) 古第三紀-中新世 | 5) 鮮新世-現生 |
| 3) 古第三紀-現生 | 6) (更新世)-現生 |

これで見ると、分布のパターンはさまざまで、現生での分布型とも直接関係は見られない。すなわち、寒帯系(Oタイプ)優勢とはいえない。ただ、古第三紀-中新世の間、中新世-鮮新世の間に種分布の境界が認められる。

1. 鮮新-更新世~現生の比較

掛川層群の軟体動物化石の中には系統的变化が知られているものがある。大きく2つの型に分けられる(第6図)。Aのグループはこの地域および周辺海域において認められる系統的变化で、*Glycymeris rotunda* (ベニグリガイ) の殻形の変化 (Makiyama, 1952) もこれに含まれる。Bのグループは分布地を変えて(南方へ移動して)、種が変っているもので、*Amussiopecten* 属 (掛川の種は *itomiensis-praesignis*)、*Venercardia* (*Megacardita*) 属 (掛川では *panda*) などこれに属すると思われる。



第6図 掛川層群における軟体動物の系統的变化(糸魚川, 1988, 一部省略)

2. 古第三紀-中新世の関係

古第三紀と中新世の軟体動物化石を比較するために、Oyama et al. (1960) にリストアップされている日本古第三系産の軟体動物化石について検討した。古第三紀に存在し海生軟体動物149属中、131属が中新世以後にも継続して生存している。

種のレベルで検討して、総種数に対する中新世以降への継続種の割合を見ると、下のようになる。

	種数	継続種数	%
腹足類	91	6	6.6
掘足類	3	0	0
二枚貝類	204	26	12.7
頭足類	6	0	0

この結果から判断すれば、古第三紀と中新世の間で、種のレベルで大きい絶滅があったことが明らかである。

ただ、古第三紀において、始新世-漸新世中期と漸新世後期では、軟体動物化石の内容に大きい差がある。すなわち、芦屋層群で代表されるファウナは、それ以前のファウナと異なる組成をもっている。

その点を見るために、限られた地域における、漸新世後期と中新世のファウナとの間の比較を行った。岡本・今村(1964)の資料を使用して、山口県油谷湾地域の日置層群と油谷湾層群を比較して、次の結果を得た。

	属数	共通属	種数	共通種
日置層群	32		49	
		12 (27.9%)		0
油谷湾層群	43		56	

また、佐世保-佐賀地域の古第三系-中新世の地層の化石群集(杵島層群-井上, 1972; 相浦・佐世保層群-松井ほか, 1989)を比較すると、次のようになる。

	属数	共通属	種数	共通種
杵島層群	38		45	
相浦層群	26	15 (55.6%)	16	1 (7.1%)
佐世保層群	27		14	
			7 (43.8%)	
			2 (14.3%)	

属・種とも、とくに種レベルにおいて、大きい差があることがわかる。先に挙げた、日本産全体との違い、すなわち属の共通性が低いことは、属の数が少ないこと、岩質(生息古環境)の差などによるものかもしれない。

いずれにせよ、中新世において多様性が生まれ、属・種数がふえ、軟体動物の繁栄が始まっていることは明らかである。中新世の種は先駆的に相浦・佐世保層群に見られ、とくに上位の佐世保層群において著しいといえる。

この、古第三紀-中新世におけるファウナの比較はまだ十分でなく、今後の検討が必要である。

第2表 古第三紀-中新世における代表的な属の消長

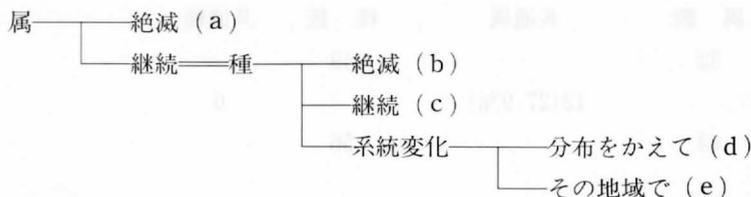
	古第三紀	中新世
Carditidae	■	△
Cardiidae	■	●
Anadara	×	■
Arcidae	△	■
Patinopecten	△	■
Chlamys	●	■
Pectinidae	△	■
Lucinidae	△	■
Phacosoma	△	■
Potamididae	△	■
Turritella	●	■
Siphonalia	●	■

■ 多い
 ● 普通
 △ 少ない
 × ない

第2表は代表的な属の消長を、2つの時代で比較したものである。古第三紀において繁栄を見た Carditidae (特に広義の *Venericardia* 属), Cardiidae が中新世で減少し, *Anadara* を初めとする Arcidae, Pectinidae, Veneridae, Potamididae, *Turritella*, *Siphonalia* などが中新世で属・種数を増してくる。

3. 系統的变化のまとめ

上に述べた例を含めて、新生代における軟体動物の系統的变化をまとめると、次のように5つの型が認められる。



a. 絶滅属

多くの例が挙げられる。古第三紀の *Orthoaulax*, *Trominina*, *Molopophorus*, *Hubertschenckia*, 中新世の *Vicarya*, *Vicaryella*, *Nipponomarcia* などである。

b. 絶滅種

年代区分の基準とされることが多いことでもわかるように、多くの種の絶滅が見られる。系統変化するものも、見方を変えればある種の絶滅を示す。絶滅属の種は絶滅種である。

c. 継続種

漸新世以降、現在まで継続して存在する種がある。第5図にあげた *Megayoldia thraciaeformis*, *Conchocele bisecta* などはその例である。

瑞浪層群は中新世前期～中期初めの地層で、約570種の軟体動物化石を産するが、その内、現生種に同定される種は20種である (第3表)。

第3表 瑞浪層群産化石のうちの現生種とその生態

学名	和名	分布 (°N)		深度 (m)	底質
		太平洋側	日本海側		
1. <i>Yoldia johanni</i>	エゾソデガイ	38-51	36-47	10-100	細砂
2. <i>Megayoldia thraciaeformis</i>	フネソデガイ		37? - 72	20-200	砂泥
3. <i>Mytilus corsucus</i>	イガイ	31-42	-43	0-20	岩礁
4. <i>Septifer virgatus</i>	ムラサキインコガイ	14-42	-44	0	"
5. <i>Anomia chinensis</i>	ナミマガシワ	23-42	-45	0-20	"
6. <i>Hyotissa hyotis</i>	シヤコガキ	-0-34	-	0-30	"
7. <i>Bellucina civica</i>	ムツキウメノハガイ	32-36	-36	50-400	細砂
8. <i>Felaniella usta</i>	ウソシジミ	33-45	37-46	10-50	"
9. <i>Chama fragum</i>	イチゴキザルガイ	6-35	-	0-20	岩礁
10. <i>Callista chinensis</i>	マツヤマワスレガイ	23-39	-40	0-50	細砂
11. <i>Clementia papyracea</i>	カミフスマガイ	-0-29	-	0-20	細砂泥
12. <i>Zirfaea subconstricta</i>	ニオガイモドキ	25-35	-39	0	岩礁
13. <i>Jouannetia cunningii</i>	スズガイ	-0-34	-	0	"
14. <i>Myadropsis transmonata</i>	ヤマザキスエモノガイ	33-34	-36	10-300	細砂
15. <i>Laternula navicula</i>	ソトオリガイ	31-41	-46	0	砂泥
16. <i>Poromya flexuosa</i>	スナメガイ	33-35	-41	30-300	細砂泥
17. <i>Cuspidaria steindachneri</i>	シヤクシガイ	32-33	-	100-1167	"
18. <i>Tugali vadososinuata</i>	コシタカサルアワビ	39	39	100-150	岩礁
19. <i>Antisabia foliacea</i>	カワチドリガイ	-0-35	-36	0	"
20. <i>Mitrella bicincta</i>	ムギガイ	-0-41	-43	0-100	砂礫

これらの現生種は次のような生態的・生物地理的な特徴を持つ。

- 1) 下部浅海帯にまで分布する種（日本型・北方系）：1, 2, 7, 14, 16, 17, 18, 20
- 2) 潮間帯岩礁棲で南方系の種：3, 4, 5, 6, 9, 12, 13, 19
- 3) 北方系の種：8
- 4) 浅海上部砂泥底南方系の種：10, 11
- 5) 潮間帯砂泥底種（日本型）：15

このような区分（特徴）が種の継続性についてどのような意味をもっているか判断することはむづかしいが、1) は前に述べた浅海帯下部以深の群集構成種と同様なことを表すものであろう。2) の種類は岩礁付着・固着・穿孔種で潮間帯、浅海帯最上部に生息する。この生態が拡散に関して意味をもつと思われるが、同時に、殻形が変化しやすいので、特徴をとらえにくく現生種に同定したということも考えられる。3) は北方系の種に見られる現象とも考えられる。他の例として北海道の“築別動物群”の例がある。Kanno and Matsuno (1960) によれば、この動物群には *Serripes groenlandica* (ウバトリガイ) — 日本海・北海道以北、*Macoma calcarea* (ケショウシラトリガイ) — 四国以北・ベーリング海、*Mya truncata* (エゾオオノガイ) — 北海道以北などの北方系現生種が含まれている。

d. 系統変化+分布の変化 の種

典型的な例は黒瀬谷ファウナ中に含まれる熱帯系種である（第4表）。これらは Taguchi (1981, 1983), 堀越 (1983) などに示された種で、中新世中期の種（備北層群, 瑞浪層群など産）は現生種（熱帯産）ときわめてよい対応をし、近縁である。あるものは亜種レベルの差異しか認められない。16 Ma頃のトロピカル スパイクの時期に日本列島へ北上し生息した種が、水温条件の変化（低下）と共に再び北限を南に移し、種変化をしたもので、同一系統のものであろう。同様な例は前述の掛川層群産の種類の中にも認められる。

第4表 日本の中新世中期と現生の、熱帯系種の対応（系統）。（Taguchi, 1981, 1983；堀越, 1983などの資料による）

属	中新世中期	現 生	現生の分布
<i>Perna</i>	<i>oyamai</i>	<i>viridis</i>	フィリッピン以南
<i>Geloina</i>	<i>stachi</i>	<i>coaxans</i>	奄美大島
<i>Meretrix</i>	<i>arugai</i>	“ <i>zonalis</i> ”	東南アジア
<i>Tellinella</i>	<i>osafunei</i>	<i>incerta</i>	奄美以南
<i>Turbo</i>	<i>minoensis</i>	<i>jobiensis</i>	インドネシアーポリネシア
<i>Terebralia</i>	<i>itoigawai</i>	<i>sulcata</i>	奄美以南
	sp.	<i>tenkatei</i>	フィリッピン以南
		<i>palustris</i>	沖縄以南
<i>Chicoreus</i>	<i>capuchinus nagiensis</i>	<i>capuchinus</i>	フィリッピン以南

e. 系統変化をする種

日本列島及びその周辺の化石・現生種で、種レベルでの系統変化（系統進化, bioseries などと呼ぶ）の認められている属は多い。これまでに研究された属を挙げると、新第三紀～現生では、*Paphia* (首藤, 1957), *Suchium* (Makiyama, 1925など；鈴木, 1934；杉山, 1935；大山, 1955；Shuto, 1956；小澤, 1983), *Turritella* (大塚, 1948；伊田, 1952；Kotaka,

1959), *Siphonalia* (Makiyama, 1941), *Fulgoraria* (Shikama, 1967) などがある。

古第三紀の属については、Mizuno (1964 a) が *Nucula*, *Crassatellites*, *Venericardia*, *Pitar*, *Turritella*などを挙げている。

これらの多くはいわゆる日本型といわれる属である。時空分布から見て、次の属、あるいは科も、これらの属と同様、系統的变化をとらえることができると推定される。すなわち、*Acila*, *Saccella*, “*Anadara*”, *Trisidos*, Arcidae, *Glycymeris*, *Mizuhopecten*, *Chlamys*, Pectinidae, *Solamen*, *Cyclocardia*, *Clinocardium*, *Phacosoma*, *Cyclina*, *Macoma*, Potamididae, Nassariidae, *Aturia* などである。

日本型の属・種は日本列島周辺の、環境変化の激しい場—温(暖)帯—亜熱帯で、暖流、または寒流が影響する—にすむ。ここでは、環境変化によって、地理的、生態的隔離が生じて、種分化が起きた可能性が大きいといえる。

以上のように、いろいろな形の系統的变化があり、1つの属、あるいは亜属のレベルでそれを明らかにすることは系統発生を考える上で、また、系統と古環境・古生態との関係を知り、系統变化の要因を知る上で重要である。

上に挙げたような対象となる属は、1) 時代を通じて存在する、2) 種数が多い、あるいは種数が極めて少ない、3) 形質がとらえやすい、4) 個体数が多い(個体群として認識できる)などの条件をもつものである。

結 論

以上の検討により、次のことが結論される。

1. 古第三紀—現在にいたる、日本列島周辺地域の軟体動物群集の時空分布は第1図のようにまとめられる。
2. 熱帯系ファウナの消長は時代とともに時空分布の規模が小さくなる(第2図)。
3. 浅海帯下部—漸深海帯の群集は広い時空分布をもつ。
4. 属・種の系統的变化のパターンは5つである。すなわち、絶滅属、絶滅種、継続種、分布をかえながら系統的变化する種、その地域で系統的变化をする種である。
5. 古第三紀—中新世、中新世—鮮新世に種分布の大きい切れ目がある。
6. 熱帯系種・寒帯系種は変化が小さく、継続種であるか、分布をかえながら系統的变化をすることが多い。
7. 浅海帯下部—漸深海帯の種も変化が小さく、レンジが長い。
8. 系統的变化をする属は日本型のものに多い。
9. 日本列島周辺は温(暖)帯—亜熱帯の環境で、南北の暖・寒流の影響を受けやすい、環境変化の激しい場で、系統的变化が起こりやすい。
10. 環境変化にもとづく地理的・生態的隔離によって、種分化が起こった可能性が大きい。

引用文献

- 千地万造・IGCP-246国内ワーキンググループ (1989), 日本海形成に伴う古地理・古環境の復元, 日本海の形成とそれに伴う新第三紀地史的イベント (総研A報告書), 57-70, 京都.
- 鎮西清高 (1980), 掛川層群の軟体動物化石群, その構成と水平分布, 国立科博専報, no.13, 15-20.
- Chinzei, K. (1986), Faunal succession and geographic distribution of Neogene molluscan faunas in Japan. *Palaeont. Soc. Japan, Sp. Pap.*, no. 29, 17-32.
- Honda, Y. (1986), Paleogene molluscan faunas from Hokkaido, northern Japan. *Palaeont. Soc. Japan, Sp. Pap.*, no. 29, 3-16.
- 堀越増興 (1962), 日本周辺の浅海系海域における底棲生物の海洋生物地理—特に沿岸水海域と暖帯について—, 第四紀研究, 2 (2・3), 117-124.
- (1969), 日本周辺海域に於ける貝類の生態学的生物地理, 化石, no. 8, 2-5.
- (1983), 東南アジア貝類相と日本近海貝類種群の分化, 小高・小笠原 (編), 日本産新生代貝類の起源と移動, 111-125.
- Ida, K. (1952), A study of fossil *Turritella* in Japan. *Rep. Geol. Surv., Japan*, no. 150, 62 p.
- Ikebe, N. and Tsuchi, R. (ed.) (1984), Pacific Neogene datum planes. *Univ. Tokyo Press*, 285 p.
- 井上英二 (1972), 北西九州, 唐津炭田の古第三系杵島層の岩相変化と化石群集からみた堆積環境, 地調報告, no. 245, 68 p.
- Itoigawa, J. (1986), Temporal and spatial distribution of molluscan faunas in the Late Cenozoic of Japan. *Palaeont. Soc. Japan, Sp. Pap.*, no. 29, 47-56.
- 糸魚川淳二 (1987), 西南日本および朝鮮半島の中新世中期軟体動物化石群, 島根大学地質学研報, no. 6, 29-38.
- (1988), 掛川地域の第四紀層, 地質学論集, no. 30, 103-110.
- Itoigawa, J. (1988), The Miocene Kadonosawa fauna of Japan. *Saito Ho-on Kai Sp. Publ.*, 397-403.
- (1989), Tropical spike in early Middle Miocene (ca. 16 Ma) of Southwest Japan. *Proc. Intern. Symp. Pacific Neogene, Continental and Marine Events (Beijing, China)*, 19-26.
- 糸魚川淳二・西川 功 (1976), 岡山—広島県下の古瀬戸内中新統の2, 3の問題, 瑞浪市化石博研報, no. 3, 127-150.
- Itoigawa, J. and Shibata, H. (1986), Molluscan fauna of the Setouchi Miocene Series, Southwest Japan. *Palaeont. Soc. Japan, Sp. Pap.*, no. 29, 149-159.
- 糸魚川淳二・柴田 博・西本博行・奥村好次 (1981), 瑞浪層群の化石, 2. 貝類 (軟体動物), 瑞浪市化石博物館専報, no. 3 A, 1-53.
- ・津田禾粒 (1986), 中新世熱帯系貝類群集の古生態的特性—とくにマングローブ沼群集について—, 瑞浪市化石博専報, no. 6, 171-182.
- Kanno, S. and Matsuno, K. (1960), Molluscan fauna “the Chikubetsu Formation”, Hokkaido, Japan. *Jour. Geol. Soc. Japan*, 66, 35-45.
- Kotaka, T. (1959), The Cenozoic Turritellidae of Japan. *Sci. Rep. Tohoku Univ., 2nd ser.*, 31(2), 1-135.
- Makiyama, J. (1925), The evolution of Umbonium. *Jap. Jour. Geol. Geogr.*, 3(3/4), 119-130.

- (1941), Evolution of the gastropod genus *Siphonalia* with accounts on the Pliocene species of Totomi and other examples. *Mem. Coll. Sci., Imp. Univ. Kyoto*, [13], 16(2), 75-93.
- (1952), On the mutation of fossil *Glycymeris rotunda*. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan*, N.S., no. 5, 131-138.
- 松井和典・古川俊太郎・沢村孝之助 (1989), 地域地質研究報告「佐世保地域の地質」, 92 p., 地質調査所.
- Mizuno, A. (1964 a), Paleogene and Early Neogene molluscan fauna in West Japan. *Rep. Geol. Surv. Japan*, no. 204, 71 p.
- (1964 b), Summary of the Paleogene molluscan faunas in North Japan. *ibid.*, no. 207, 28 p.
- 中川登美雄・竹山憲市 (1985), 福井県内浦層群の貝化石群集と堆積環境. 瑞浪市化石博研報, no. 12, 27-47.
- 小笠原憲四郎・鈴木敬治・竹谷陽二郎 (1983), 会津盆地西縁山地より産する化石調査報告—特に耶麻動物群について—. 福島県立博物館調査報告, 21 p., 福島県教育委員会.
- (1988), 東北日本の暖・寒流系貝類の消長からみた新第三紀の生物事件. 新第三紀における生物の進化・変遷とそれに関するイベント. 大阪市立自然史博特別出版物, 49-70.
- 岡本和夫・今村外治 (1964), 山口県油谷湾付近の第三系. 広島大学研報, no. 13, 1-42.
- 大塚弥之助 (1948), 日本島の生ひ立ち. 八洲出版, 133 p.
- 大山 桂 (1955), Umboniinae の進化に関する新知見 (予報). 貝類学雑誌, 18(3), 169-176.
- Oyama, K., Mizuno, A. and Sakamoto, T. (1960), Illustrated handbook of Japanese Paleogene molluscs. *Geol. Surv. Japan*, 244 p.
- 小澤智生 (1983), キサゴ類の起源と移動. 日本産新生代貝類の起源と移動. 小高・小笠原 (編), 47-51.
- 斎藤 毅 (1988), 金沢市南部の中新統七曲層産貝類化石. 瑞浪市化石博研報, no. 14, 139-144.
- Sakai, H. and Miyachi, M. (1990), Geologic age of the unconformity between the Sasebo and the Nojima groups, Northwest Kyushu and its tectonic significance. *Jour. Geol. Soc. Japan*, 96, 327-330.
- Shikama, T. (1967), System and evolution of Japanese Fulgorarid gastropoda. *Sci. Pap. Yokohama National Univ., Sec. 2*, no. 13, 23-132.
- Shuto, T. (1956), Umboninae from the Miyazaki Group, Miyazaki Prefecture, Japan. *Trans. Palaeont. Soc. Japan*, N.S., no. 20, 101-110.
- 首藤次男 (1957), 種の変異および分化と環境. 地質雑, 63, 636-647.
- 杉山敏郎 (1935), 本邦産現世及び化石種 *Umbonium* の貝殻の変異及びその進化について (其の1, 其の2). 地質雑, 42, 404-430, 449-482.
- 鈴木好一 (1934), *Umbonium* の進化に関する二, 三の新事実. 地質雑, 41, 67-81.
- Taguchi, E. (1981), *Geloina/Telescopium* bearing molluscan assemblages from the Katsuta Group, Okayama Prefecture — with special reference to brackish faunal zonation in the Miocene of Japan. *Bull. Mizunami Fossil Mus.*, no. 8, 7-20.
- (1983), New Middle Miocene molluscs from the Katsuta Group at Shinden, Tsuyama

- City, Okayama Prefecture, Southwest Japan pt. 2, Description of *Nipponarca japonica* and *Tellinella osafunei*. *ibid.*, no. 11, 23-28.
- Tsuchi, R. (1986), Late Cenozoic molluscan faunas and their development in southwestern Japan. *Palaeont. Soc. Japan, Sp. Pap.*, no. 29, 33-45.
- Tsuda, K. (1960), Paleo-ecology of the Kurosedani fauna. *Jour. Fac. Sci., Niigata Univ.*, [2], 3(4), 171-203.
- 上田哲郎 (1986), 広島県庄原地域の中新世備北層群とその貝化石群集. *地球科学*, 40(6), 437-448.